

Wandlungsvorgänge am Zahnbein der Fische.

Von W. J. Schmidt.

Das Zahnbein oder Dentin¹⁾ entwickelt sich als die stammesgeschichtlich älteste — nämlich zuerst bei den Haut- und Kieferzähnen der Selachier auftretende — Abart des Knochengewebes im Mesenchym, dicht unter dem überkleidenden Epithel. Gemäß solchem Entstehungsorte liegen die Bildungszellen (Odontoblasten) nur unterseits der von ihnen abgeschiedenen Hartsubstanz an. Eine jede von ihnen sendet einen langen Fortsatz (Tomessche Faser) in die feste Masse hinein, der ein Röhrchen (Zahnbeinkanälchen) darin ausspart. An den zahlreichen parallel verlaufenden Kanälchen läßt sich Dentin mikroskopisch leicht erkennen. Indem immer neue Substanz von den Odontoblasten angefügt wird, vollzieht sich das Wachstum des Dentins einseitig; seine Schübe können durch Marken (z. B. Owensche Konturlinien) kenntlich bleiben.

Die Grundmasse des Zahnbeins besteht aus Kollagenfibrillen, die durch einen an Erdsalzen (Calciumphosphat mit geringer Beigabe von Calciumcarbonat) reichen Kitt zusammengehalten werden. Die Fibrillen selbst sind also unverkalkt, können daher durch Auskochen entfernt werden, und gehen auch bei Fossilisation zugrunde; andererseits lassen die Erdsalze durch Säuren sich herauslösen; beide Male verliert das Gewebe seinen Zusammenhang nicht.

Kennzeichnend für das Verhalten der Erdsalze ist bei allen Abarten des Knochengewebes krystalliner Zustand — das Calciumphosphat liegt als Hydroxylapatit vor —, submikroskopische Zerteilung und feinbauliche Ordnung. Die Krystallite werden

¹⁾ Vgl. W. J. Schmidt, 1940/41, Polarisationsoptische Erforschung des Zahnbeins. Kolloid.-Z. 93, 234—242 u. 94, 226—263.

nämlich bei ihrer Abscheidung durch die organische Grundmasse orientiert adsorbiert, in der Regel so, daß ihre negative optische Achse nach der Länge der positiv doppelbrechenden Kollagenfibrillen geht. Freilich können auch die Zahnbeinkanälchen einen ordnenden Einfluß auf die Erdsalze ausüben. Nicht selten aber folgt im Dentin (und den Schuppen der Teleosteer, die stammesgeschichtlich auf Hautzähne zurückzuführen sind) der Kalk seinem eigenen, sphäritischen Kristallisationsbestreben, was im Zahnbein zum Auftreten der „Globuli“ und „Arkaden“ (in den Schuppen zur Entstehung der Mandlschen Körperchen) führt, — ein Verhalten, das für echtes Knochengewebe unbekannt ist.

Als bald nach der Bildung einer dünnen Lage organischer Grundmasse (Praedentin) wird diese „mineralisiert“. Die Ablagerung der Erdsalze ist dabei, wie insbesondere für das Zahnbein der Säuger nachgewiesen²⁾, unmittelbar vom Kalkgehalt des Blutes abhängig. Wie dieser Vorgang fortschreitet, läßt sich durch regelmäßige subcutane Gaben von Farbstoffen, die an die kristallinen Bestandteile gehen (wie alizarinsulfosaures Natrium, Purpurincarbonsäure), genau verfolgen; dann entstehen nämlich farbige Marken im Dentin, deren Abstand dem Zuwachs in der gewählten Zeitspanne entspricht³⁾. Fehlt dem Blut der nötige Kalk, wie bei Rhachitis und nach Ausschalten der Epithelkörperchen, so bildet sich eine dickere Lage mineralfreien Dentins, das durch abweichende Färbbarkeit veränderte Beschaffenheit verrät („Dentinoid“) und auch nach Wiederherstellung normalen Kalkstoffwechsels unverkalkt bleibt. Darin äußert sich ein eigentümlicher Gegensatz zu dem ähnlich entstandenen „Osteoid“ beim Knochengewebe, das nachträglich mineralisiert werden kann⁴⁾. Eine befriedigende Er-

²⁾ Th. Spreter v. Kreudenstein, 1939, Experimentelle Beiträge zur Pathologie der Zahnhartgewebsentwicklung. Leipzig (Sammlg. Meusser, Heft 36).

³⁾ Die Abhängigkeit der Mineralisation vom allgemeinen Kalkstoffwechsel prägt sich im Schmelz in überraschender Weise darin aus, daß bei allen Zähnen eines Gebisses die Schichtung übereinstimmt (T. Fujita, 1939, Neue Feststellungen über die Retziusschen Parallelstreifen des Zahnschmelzes. Anat. Anz. 87, 350—355).

⁴⁾ Th. Spreter v. Kreudenstein, 1939, Über die Grenzen der Stoffwechselleistung im Dentin. Klin. Wochenschr. 18, 992—993.

klärung dieses Unterschiedes von Dentinoid und Osteoid steht noch aus. Normalerweise folgt bei allen Abarten des Knochengewebes die Mineralisation als bald der Entstehung der organischen Grundmasse, eine Besonderheit gegenüber der „Verkalkung“ verwandter Gewebeformen (z. B. bei Knorpelgewebe), die erst längere Zeit nach der Fertigstellung der Grundmasse einsetzt, wobei der Kalk zwar krystallin⁵⁾, aber grobkörnig ausfällt und, so weit bisher bekannt, ohne feinbauliche Orientierung; es scheint fast so, als ob mit dem Altern des Kollagens seine Fähigkeit, die Kalksalze orientiert zu adsorbieren, verloren ginge.

Angesichts des im wesentlichen gleichartigen histologischen Verhaltens der Grundmasse bei allen Abarten des Knochengewebes innerhalb der Wirbeltierreihe muß es als eine überraschende Tatsache gelten, daß am Dentin der Fische während seiner Entwicklung sich Vorgänge abspielen, die in gewissen Bereichen des Zahnes zu einer tiefgreifenden Veränderung führen: es geht nämlich der Kollagenanteil unter entsprechender Verstärkung der Mineralisation verloren. Im einzelnen bietet dieses Geschehen Unterschiede nach den verschiedenen Gruppen, so daß es sich empfiehlt, diese getrennt zu betrachten.

Die meist spitzigen zweischneidigen, mehr oder minder abgeplatteten Zähne der Haie besitzen, abgesehen vom basalen Abschnitt, eine auffallend harte Außenschicht, die, ansehnlich dick, fast bis zur spiegelglatten porzellanweißen Oberfläche von Zahnbeinröhrchen durchsetzt wird. Man hat sie in älterer und neuerer Zeit als Schmelz angesprochen — trotz der Anwesenheit der Dentinkanälchen. Doch erkannte bereits R ö s e⁶⁾, daß diese Lage kollagenhaltig angelegt, dann aber ungewöhnlich viel Kalk eingelagert wird — was eben die besondere, aber doch hinter Schmelz zurückbleibende Härte bewirkt —; zugleich tritt ein solcher Schwund des

⁵⁾ E. Brandenberger und H. R. Schinz, 1946, Über die Natur der Verkalkungen bei Mensch und Tier und das Verhalten der anorganischen Knochensubstanz im Falle der hauptsächlich menschlichen Knochenkrankheiten. *Helv. med. Acta. A, Suppl. XVI* [Beil. zu 12 (1945) Fasc. 6]. (Vgl. S. 57.)

⁶⁾ C. R ö s e, 1898, Über die verschiedenen Abänderungen der Hartgewebe bei niederen Wirbeltieren. *Anat. Anz. 14*, 21—31 u. 33—69.

Kollagens ein, daß am fertigen Zahn das entkalkte Gewebe sich nicht mehr mit Bleu de Lyon färbt. Da weiterhin dieser Schicht die ausgesprochene Doppelbrechung des Schmelzes fehlt, kam R ö s e zum Schluß, daß sie ein modifiziertes Dentin ist und also die Zähne der Selachier schmelzlos sind. C h . S . T o m e s ⁷⁾ hat ebenfalls die merkwürdigen Eigenschaften der fraglichen Schicht betont, ohne zu einem Entscheid über ihre Natur zu kommen; auch die Doppelbrechung gab ihm keinen Ausschlag für Dentin oder für Schmelz.

Tatsächlich aber läßt sich anhand der P o l a r i s a t i o n s o p t i k ein von den bisherigen Erwägungen ganz unabhängiger Entscheid über das Wesen der fraglichen Schicht fällen ⁸⁾: Schmelz wird unter Beteiligung epithelialer Elemente (Ganoblasten) auf bereits vorliegendes Dentin als Kappe schichtweise abgelagert und enthält in fertigem Zustande nur Spuren von organischer Substanz. Seine Doppelbrechung verdankt er den Krystalliten der Erdsalze, die mit ihren negativen optischen Achsen im allgemeinen senkrecht zur Schmelzoberfläche stehen; das gilt für den Schmelz der Säuger freilich nur dort, wo dessen Prismen annähernd senkrecht zur Oberfläche verlaufen ⁹⁾. Infolgedessen zeigt Schmelz am Quer- und Längsschliff eines Zahnes deutliche Wirkung auf das polarisierte Licht, bei negativem Vorzeichen zur Flächennormale, während ein Schmelzflachschliff sich optisch neutral verhält. Des Zahnbeins Doppelbrechung dagegen wird von den Kollagenfibrillen bestimmt, welche die gegensätzliche aber schwächere Wirkung der Erdsalze überkompensieren. Da nun der Faserverlauf in der Regel tangential zur Oberfläche und zugleich nach der Länge des Zahnes geht, so bleibt Dentin auf dem Zahnquerschliff unter allen Azimuten fast dunkel, weil die Beobachtung annähernd in Richtung der op-

⁷⁾ C h . S . T o m e s , 1898, Upon the structure and development of the enamel of elasmobranch fishes. Phil. Trans. roy. Soc. London (B) 190, 443—464.

⁸⁾ W . J . S c h m i d t , 1940, Polarisationsoptische Untersuchung schmelzartiger Außenschichten des Zahnbeins von Fischen. II Das porzellanartige Dentin (Durodentin) der Selachier. Z. Zellforschg. 30, 235—272.

⁹⁾ Die feinere Anordnung der Krystallite in den Schmelzprismen des Menschen, die von J. T h e w l i s (The structure of teeth as shown by X-ray examination, Med. Research Council, Special Reports Series, No. 238, London 1940) röntgenographisch erforscht wurde, kann hier außer acht bleiben

tischen Achse (sowohl der Kollagenfibrillen als auch der Krystallite) erfolgt; an Längs- und Tangentialschliffen aber kommt seine Doppelbrechung zum Vorschein. All dies gilt auch für entkalkte Zahnschliffe, deren Kollagen ja erhalten bleibt. Wird es dagegen durch Auskochen von Schliffen in Kalilauge zerstört, so tritt die Wirkung der Erdsalze zutage: das Vorzeichen der Doppelbrechung erscheint nunmehr umgekehrt. Freilich müssen die Schliffe mit einer Flüssigkeit von der Brechzahl der Erdsalze aufgehellert werden; denn die feinen Röhrchen am Orte der ehemals vorhandenen Kollagenfibrillen würden, mit einem Medium von stark abweichender Brechzahl erfüllt, Stäbchenanisotropie erzeugen, die — positiv zur Länge der Fibrillenröhrchen — die Doppelbrechung der Erdsalze überkompensieren kann, wie es z. B. an lufttrockenen Schliffen geschieht.

Nun erweist sich die fragliche Schicht der Haizähne (*Oxyrhina*, *Carcharias*) auf dem Zahnquerschliff so gut wie optisch neutral, im Gegensatz zu allen anderen Schliffrichtungen. Sie kann also gemäß der Lage der optischen Achse im Zahn nicht Schmelz sein, verhält sich vielmehr so, wie es bei Dentin zu erwarten ist. Jedoch bietet diese Schicht andererseits bemerkenswerte Abweichungen von der Polarisationsoptik gewöhnlichen Zahnbeines dar: ihre Doppelbrechung verschwindet nämlich beim Entkalken — worin der Mangel an Kollagen zum Vorschein kommt —; sie wird also von den Erdsalzen hervorgerufen, ähnlich wie bei Schmelz. Unter diesen Umständen sollten Längsschliffe negatives Verhalten zur Tangente darbieten; das trifft aber — auch bei den Zähnen fossiler Selachier — nur für den inneren Anteil dieser Schicht zu, während der äußere positiv wirkt, infolge zahlreicher feinsten längsgestreckter Hohlräumchen der faserig-nadeligen Kalkmasse, die wohl als Reste von Fibrillenröhrchen aufzufassen sind: sie erzeugen Stäbchenanisotropie.

Die polarisationsoptische Untersuchung — ihrer weiteren Ergebnisse (so hinsichtlich der Zahnschneiden) soll hier nicht näher gedacht werden — bestätigt also R ö s e ' s Auffassung: die fragliche Schicht ist ein Dentin besonderer Art, Durodentin (W. J. Schmidt a. a. O.), dessen Kollagen geschwunden und dessen Erdsalze vermehrt sind, wobei die Ordnung der Krystallite dem

Verlauf der ursprünglich vorhandenen Kollagenfibrillen folgt. Übrigens läßt sich, wie ich hier hinzufüge, die Dentinnatur der fraglichen Schicht gelegentlich (bei *Carcharias*) ohne weiteres daran erkennen, daß die Owenschen Konturlinien einheitlich und ohne Störung Durodentin und gewöhnliches Zahnbein (Normodentin) durchziehen. Bei echtem Schmelz wäre das niemals möglich, weil er zu einer späteren Zeit als das anstoßende Dentin angelegt wurde.

E. Brandenberger und H. R. Schinz¹⁰⁾, die hervorheben, daß Schmelz durchgehende Röntgenstrahlen bedeutend mehr schwächt als die übrigen Zahnsubstanzen, fanden, daß die Absorption des Durodentins der Selachier noch weiter größer ist. Die Krystallite erreichen hier nach den genannten Forschern 10^{-4} cm ($= 1 \mu$), liegen also im Bereich mikroskopischer Sichtbarkeit. Wenn freilich diese Autoren von der „immer noch nicht entschiedenen Streitfrage“ sprechen, ob die Zähne der Haie eigentlichen Schmelz oder nur eine „Dentinabart (das sog. Vitrodentin)“ besitzen, so ist das gemäß den hier zusammengestellten entwicklungsgeschichtlichen, histologischen und polarisationsoptischen Tatsachen gewiß nicht mehr zutreffend. (Über die Verwendung der Bezeichnung Vitrodentin für das Durodentin s. hier Anm. 16 S. 121).

Besonderheiten bieten die pflasterartig zu einer oberen und unteren Mahlplatte zusammengefügtten Zähne der Rochen *Myliobatis* und *Aëtobatis*. Ihr oberflächlicher Anteil zeigt auf der Mahlfläche und anschließend noch ein Stück auf der (verdeckten) Vorderseite des Zahnes porzellanartiges Aussehen. Gemäß der Entwicklungsgeschichte¹¹⁾ legen sich hier Kollagenfasern an, die gleich den dazugehörigen Zahnbeinkanälchen senkrecht zur Oberfläche verlaufen. Nach meiner noch unveröffentlichten polarisationsoptischen Untersuchung wandelt sich nun das Zahnbein der-

¹⁰⁾ E. Brandenberger und H. R. Schinz, 1947, Die Untersuchung der verschiedenen Hartsubstanzen der Zähne mit Röntgenstrahlen, Schweiz. med. Wochenschr. 77, 1147. Vgl. auch die in Anm. 5, S. 113 genannte Arbeit derselben Forscher.

¹¹⁾ W. Bargmann, 1938, Zur Frage der Homologisierung von Schmelz und Vitrodentin. Z. Zellforschg. 27, 492—499; F. K. Studnička, 1942, Über die Zahnersatzgruppen bei *Myliobatis aquila* L. Anat. Anz. 93, 85—95.

art, daß der äußerste (kanälchenfreie) Teil der Oberflächenschicht sein Kollagen völlig einbüßt, während der tiefere um die Zahnbeinkanälchen herum kollagenhaltig bleibt. Die längs den Kollagenfibrillen und daher hier auch längs den Zahnbeinkanälchen geordneten Krystallite haben also die optische Achse senkrecht zur Oberfläche — wie bei Schmelz und im Gegensatz zu den Verhältnissen bei den Haien. Radiale Lage der optischen Achse kann daher für sich allein, keinen entscheidenden Hinweis auf die wahre Natur der Außenschicht liefern. Diese wird aber bezeugt durch die Entwicklungsgeschichte und den polarisationsoptischen Vergleich von gewöhnlichen, entkalkten und kollagenfreien Schliffen.

Die Zähne des Ganoiden *Lepidosteus* tragen auf ihrer Spitze ein „Hütchen“, dessen Masse trotz der Anwesenheit von Dentinkanälchen bis in die neueste Zeit¹²⁾ als Schmelz galt. Aus meinen hier nur teilweise mitgeteilten Beobachtungen ergab sich aber folgendes: Die trüb-körnige Kappe eines großen Zahnes, die in etwas unregelmäßiger Grenze dem inneren Dentinkern aufliegt, erwies sich am Längsschliff als fast isotrop (schwach negativ zur Tangente der Oberfläche). Bei kleinen Zähnen wurde der Spitzenabschnitt als Ganzes geprüft. Das Zahnbein um die röhrlige Höhle wirkt wie gewöhnlich positiv zur Tangente, der innere Teil der Kappe aber fast isotrop, der äußere dagegen positiv. Nach der Entkalkung verbleibt der Höhle anliegend kräftig doppelbrechendes Kollagen; die innere, ehemals isotrope Zone der Kappe aber ist schwach positiv doppelbrechend geworden und die äußere, vorher positive, isotrop. Daraus folgt: die Kappe besteht aus Durodentin, dessen innerer Anteil noch etwas Kollagen besitzt, welches am kalkhaltigen Zahn die Wirkung der Erdsalze gerade kompensiert (daher dessen isotrope Zone); der äußere Anteil dagegen verlor sein Kollagen völlig; jedoch wird hier (wie beim Durodentin der Haie) die Eigendoppelbrechung der Erdsalze durch Formdoppelbrechung verdeckt.

Sehr lehrreich für unsere Betrachtung sind unter den fossilen Ganoiden die Sphaerodonten und Pycnodonten, de-

¹²⁾ W. Möller, 1940, Zur Kenntnis des Kiefergebisses und der Zähne von *Lepidosteus* und *Amia*. Z. mikr.-anat. Forschg. 48, 607—630.

ren Gebiß z. T. aus halbkugeligen oder schildförmigen Mahlzähnen besteht. Auch hier wurde die Meinung vertreten, die mächtige von Zahnbeinröhrchen durchzogene Kappe, die durchsichtig und farblos sich scharf von dem unterliegenden bräunlichen Dentin absetzt, sei Schmelz¹³⁾. Doch hatten bereits Zittel, Peyer, Guttormsen¹⁴⁾ sie als ein besonderes Zahnbein angesprochen, was auch nach meinen Beobachtungen unzweifelhaft richtig ist. Daß neben solchem Durodentin in bestimmten Fällen echter Schmelz vorkomme, wie Peyer und Guttormsen vertreten, kann ich freilich nicht bestätigen.

Dagegen sei einer Besonderheit des Durodentins von Sphaerodonten und Pycnodonten gedacht, die zwar auch früheren Untersuchern nicht verborgen blieb, aber für die Genese des gewandelten Zahnbeins bisher nicht ausgewertet wurde, nämlich der merkwürdigen Abweichungen vom normalen Verlauf der Dentinkanälchen. Z. B. legen sich bei einem Mahlzahn des Pycnodonten *Gyrodus* spec. (aus dem oberen Malm, gefunden auf sekundärer Lagerstätte bei Malchingen, Schwäbische Alb) mit dem Übergang vom Normo- zum Durodentin die Kanälchen unter Verlust ihrer feinen Seitenästchen bündelweise zusammen, so daß zwischen ihnen röhrchenfreie Bezirke entstehen; diese Erscheinung gleicht sich freilich nach außen hin allmählich wieder aus; jedoch bleibt der Verlauf der Kanälchen unregelmäßiger geschlängelt als in gewöhnlichem Zahnbein. Weiter aber finden sich, vor allem im proximalen Teil des Durodentins, einzelne Kanälchen, die quer zur allgemeinen Verlaufsrichtung ziehen. Einem anderen Mahlzahn der gleichen Gattung (*Gyrodus* spec. aus dem Portlandkalk von Solothurn, Schweiz) fehlt zwar die beschriebene Bündelung der Kanälchen; aber die Abweichungen vom normalen Verlauf

¹³⁾ J. J. Thomassel, 1930, Recherches sur les tissus dentaires des poissons fossiles. Archives d'Anat. 11, 5—153.

¹⁴⁾ K. A. Zittel, 1887/1890, Palaeozoologie III. Bd. München u. Leipzig (s. S. 25). F. Schälch u. B. Peyer, 1919, Über ein neues Rhätvorkommen im Keuper des Donau-Rheinzuges. Mitt. bad. geol. Landesanstalt, 8, Heft 2; S. E. Guttormsen, 1937, Beiträge zur Kenntnis des Ganoidengebisses, insbesondere des Gebisses von *Colobodus*. Abh. schweiz. palaentol. Ges. 40, 1—41.

werden insbesondere in der basalen Zone so häufig, daß nur noch eine geringe Zahl von Röhrchen parallel zueinander gegen die Zahnoberfläche emporstrebt, während die meisten sich unter mehr oder minder großen Winkeln durchkreuzen. Und bei dem Sphaerodonten *Lepidotus maximus* (aus dem Portlandkalk von Boulogne s. m.) verhalten sich zwar im unteren Teil des Durodentins die Kanälchen einigermaßen regelmäßig; aber in der mittleren Zone gehen zahlreiche Röhrchen in bogigem Zuge der Zahnoberfläche parallel.

An (älterem) fossilen Material ist das Kollagen der Zähne natürlich völlig geschwunden, so daß die Doppelbrechung ausschließlich auf Eigen- oder Formanisotropie des anorganischen Anteiles zu beziehen ist. Das Vorzeichen der Doppelbrechung im Durodentin der Sphaerodonten und Pycnodonten erweist sich stets als negativ zum Verlauf der Kanälchen; d. h. die Kristallite der Erdsalze gehen mit ihren optischen Achsen den Röhrchen parallel. Wo nun die Kanälchen den gewöhnlichen geordneten Verlauf darbieten, ist die Auslöschung einheitlich; an Stellen mit den geschilderten Unregelmäßigkeiten aber wird sie mit zunehmender Störung mehr und mehr scheckig. In der Umgebung quergetroffener Kanälchen verhält sich das Durodentin stets optisch neutral. Die Stärke der Doppelbrechung ist größer als bei Normodentin, aber geringer als bei echtem Schmelz.

Da das Normodentin der Sphaerodonten- und Pycnodonten-Zähne ganz regelmäßigen Verlauf seiner Kanälchen darbietet und solches Verhalten auch im Durodentin neben den geschilderten Abweichungen stets mehr oder minder vorhanden ist, so besteht keine Veranlassung, etwa ungleichmäßige Anordnung der Odontoblasten für die Besonderheiten des Kanälchenverlaufs verantwortlich zu machen. Vielmehr müssen diese einer Störung zugeschrieben werden, die sich an Dentin abspielte, dessen Kanälchen zunächst das gewöhnliche Verhalten besaßen. Verlagerung einzelner Kanälchen oder Gruppen von solchen gegen die normal bleibende Nachbarschaft ist aber natürlich nicht im verkalkten Zustande des Gewebes möglich, ja nicht einmal — bei fehlender Mineralisation — in kollagenhaltigem. Zwar kann man sich jederzeit an entkalktem Zahnbein von seiner Deformierbarkeit überzeugen, aber seine Kollagen-

fibrillen sind so innig verwoben, daß sie eine erhebliche Verlagerung einzelner Kanälchen gegeneinander nicht zulassen. Derartiges kann sich einzig in kollagenfreiem Zustand abspielen, bei dem die Zwischenmasse der Tomesschen Fasern nurmehr aus dem zarten Gerüstwerk organischer Masse besteht, in das der Kalk der Kittmasse eingelagert wird.

Man hat sich also vorzustellen, daß das Durodentin der Sphaerodonten und Pycnodonten in seinen organischen Anteilen (Tomesschen Fasern und Kollagenfibrillen) ganz normal angelegt wird. Dann aber tritt der Schwund des Kollagens ein; die Tomesschen Fasern werden freigelegt und jetzt kommt es zu den Störungen in ihrem Verlauf — etwa durch gelegentliche mechanische Beanspruchung der noch nicht durchgebrochenen Zähne. Nunmehr fällt der Kalk aus und fixiert damit die gestörte Lage der Tomesschen Fasern, welche Röhrchen in der Kalkmasse aussparen. Die Orientierung der Krystallite erfolgt nach dem Verlauf des Tomesschen Fasern. Durch die vorstehenden Überlegungen ist also sichergestellt, daß auch das Durodentin der Pycnodonten und Sphaerodonten schon beim lebenden Tier sein Kollagen verlor, und zwar bevor die Verkalkung einsetzte; sonst würde auch ein Einfluß der kollagenen Fasern auf die Anordnung der Krystallite nachweisbar sein. Mit dem Schwund des Kollagens ging dem Durodentin die Fähigkeit zur bräunlichen Imprägnierung bei der Fossilisation verloren; in dieser Hinsicht verhält es sich wie der — ebenfalls an organischer Substanz arme — echte Schmelz.

Daß auch an den Zähnen der Teleostei Durodentinbildung sich abspielt, hat Giulio Levi¹⁵⁾ durch Untersuchungen der Entwicklungsgeschichte bei zahlreichen Formen gezeigt: Die erste Anlage des Dentins erscheint als Verdickung der Basallamelle auf

¹⁵⁾ C. Levi, 1937, Sullo sviluppo dei denti nei teleostei. Mém. Soc. roy. Lettres Sci. de Bohême. Cl. Sc. 1—6; 1939 Sulla calcificazione dello smalto nei teleostei. Esperienze di colorazione vitale con alizarina. Bull. d'Hist. appl. 16, 121—127; 1939 Etudes sur le développement des dents chez les téléostéens. I Les dents de substitution chez les genres *Ophidium*, *Trigla*, *Rhombus*, *Belone*. Archives d'Anat. micr. 35, 101—146; II Développement des dents pourvues de dentine trabéculaire (*Esox*, *Sphyræna*, *Cepola*). Ibid. 35, 201—221; III Développement des dents de substitution de *Merlucius* (*Chrysophrys*, *Cepola*, *Lophius*). Ibid. 35, 415—455.

der Kuppe der Mesenchympapille unter dem Schmelzorgan; dann bildet sich ein Kegel von Praedentin, der gemäß Färbbarkeit und Verhalten zwischen gekreuzten Nikols aus Kollagen besteht und sich allmählich zur Basis hin verlängert. Alsbald verliert das Dentin seine Färbbarkeit, und organische Substanz und Doppelbrechung verschwinden; durch Anreicherung von Kalk kommt nun eine schmelzartige Schicht mesenchymatischen Ursprungs (Vitrodentin)¹⁶⁾ zustande.

Zwar spricht Levi von einer Umwandlung von Dentin in Schmelz („transformation de la dentine en émail“, p. 138 a. a. O.); aber andererseits hebt er richtig hervor: „l'émail des dents fonctionnantes... doit donc être considéré, au point de vue histogénétique, comme une vitrodentine“ (p. 144—145 a. a. O.), und er betont den großen Unterschied eines solchen „Schmelzes“ gegenüber dem der Säuger (p. 452 a. a. O.).

Hinsichtlich der Polarisationsoptik fand Levi, daß z. B. bei *Belone* (p. 137—138 a. a. O.) die äußere Schicht des Dentins, auch nachdem sie basophil geworden ist, zunächst noch ihre Doppelbrechung ebenso wie die innere darbietet und daß Kollagenfasern kontinuierlich beide Schichten durchlaufen. Bei *Chrysophrys* (p. 437 a. a. O.) besteht die Anlage des „Schmelzes“ aus groben doppelbrechenden Kollagenfasern, die eigenartig durcheinander geschlungen sind; auch die Zahnbeinkanälchen zeigen hier mancherlei Störungen im Verlauf, so daß Verhältnisse vorliegen, die an jene bei den Ganoiden erinnern (s. S. 118).

Mit diesen ontogenetischen Befunden ist auch die Polarisationsoptik fertiger Teleosteezähne in Einklang; aus meinen diesbezüglichen noch unveröffentlichten Beobachtungen sei hier folgendes erwähnt: Bei *Tautoga onitis*, deren Zähne zuletzt Arsu¹⁷⁾ unter-

¹⁶⁾ Die Bezeichnung Vitrodentin wird im Schrifttum mit verschiedenem Sinne gebraucht, gewöhnlich (so z. B. bei Röse a. a. O.) für ein Zahnbein, das frei von Röhrchen und glasartig durchsichtig ist. Dentin solcher Beschaffenheit kommt immer nur in dünner Schicht vor und deckt sich also weder nach seiner Verbreitung noch nach seinem Aussehen mit Durodentin, das häufig von trüber Beschaffenheit ist.

¹⁷⁾ E. Arsu¹⁷⁾, 1939, Beiträge zur vergleichenden Histologie und Histogenese der Zähne (Untersuchungen an Labridae, Sparidae und Gymnodontes) Z. Zellforsch. 29, 670—693.

sucht hat, bietet die glänzende Schmelzkappe milchiges Aussehen dar und ist von Röhrenchen durchzogen, die sich in der Innen- und Mittellage verfilzen. Die Prüfung der Doppelbrechung, die Herr Prof. Bargmann mir freundlichst ermöglichte, ergab, daß die äußere Lage der Kappe mit parallelen Röhrenchen einheitlich auslöscht und negativ zu den Kanälchen wirkt. Wo aber die Röhrenchen verfilzt sind, da erscheint ganz so wie bei den Sphaerodonten und Pycnodonten ein geschecktes Polarisationsbild, in Abhängigkeit vom Verlauf der Röhrenchen. Dieses Verhalten recenten Fischdentins bezeugt zugleich, daß die Polarisationsoptik des Durodentins der ausgestorbenen Ganoiden nicht etwa Vorgängen bei der Fossilisation ihren Ursprung verdankt. Wie dort, so folgen auch bei *Tautoga* die Krystallite dem Zuge der Tomesschen Fasern.

Im allgemeinen aber verhält es sich in dieser Hinsicht bei den Teleostern so wie bei Haien, Rochen und *Lepidosteus*; d. h. für die Anordnung der Krystallite ist der Verlauf der ehemals vorhandenen Kollagenfibrillen maßgebend, was darauf hinweist, daß die Verkalkung schon einsetzt, bevor das Kollagen vollkommen geschwunden ist. So löscht z. B. auf dem Längsschiff eines *Belone*-Zahnes die Durodentinkappe einheitlich aus bei negativem Vorzeichen zur Tangente; es kommt also die Wirkung der Erdsalze zum Vorschein mit Ausnahme der äußersten Schicht, die infolge von Formdoppelbrechung positiv wirkt, wie uns das ja schon mehrfach begegnete. Ähnlich zeigt sich die Polarisationsoptik bei *Merluccius*; jedoch tritt manchmal in der Kappe ein mittlerer positiver Längssteifen auf, von dem mir — mangels entkalkter Schliffe — fraglich bleibt, ob er Resten von Kollagen seinen Ursprung verdankt, oder auf Formdoppelbrechung beruht.

Auch bei den Schlundzähnen der Cyprinoiden besteht der schmelzartige Überzug, wie schon ältere Autoren erkannten, aus gewandeltem Dentin, was polarisationsoptische Untersuchung¹³⁾ bestätigte.

Schließlich hat man auch in den Zahnplatten der Dipnoer,

¹³⁾ W. J. Schmidt, 1938, Polarisationsoptische Untersuchung schmelzartiger Außenschichten des Zahnbeins bei Fischen. I Die emailartige Außelage der Schlundzähne von Cyprinoiden. Z. Zellforsch. 28, 761—783.

die aus der Verschmelzung zahlreicher ursprünglich selbständiger Zähne hervorgegangen sein dürften, auf polarisationsoptischem Wege bei *Protopterus aethiopicus* das Vorkommen von gewandeltem Dentin nachgewiesen¹⁹⁾. Die weißen Anteile der Platten sind an Kollagen verarmt („Petrodentin“) und daher schwach negativ doppelbrechend; es kommt also die Eigenanisotropie der Erdsalze zutage. Ontogenetisch zeigt sich von den Zahnplatten zunächst „primäres“ Dentin, dessen Odontoblasten zu Petrodontoblasten werden, die nach innen vom primären Zahnbein das gewandelte abscheiden, so daß also das Petrodentin sich von allen anderen kollagenarmen Abarten durch seine Lage unterscheidet.

Unser Überblick lehrt, daß in allen größeren Gruppen der Fische die kennzeichnende Umwandlung des Dentins — Verlust des Kollagens und entsprechende Verstärkung der Verkalkung — sich findet, mag nun die feinbauliche Orientierung der Krystallite nach den ehemals vorhandenen Kollagenfasern oder nach den durch den Schwund des Kollagens freigelegten Tomesschen Fasern erfolgen. Daß neben Dentin und Durodentin an den Zähnen der Fische in besonderen Fällen echter Schmelz beteiligt wäre, muß als höchst unwahrscheinlich gelten.

Jedenfalls hat durch die hier behandelten Befunde der Standpunkt, den O. Hertwig²⁰⁾ in seiner berühmt gewordenen Arbeit über die Haut- und Kieferzähne der Selachier vertrat, daß nämlich schon bei diesen ältesten Zahngebilden die drei für die höheren Wirbeltiere bezeichnenden Substanzen — Schmelz, Dentin, Cement — vorhanden seien, eine schwere Erschütterung erfahren, zumal in neuerer Zeit auch die Anwesenheit von Cement hier bestritten wird. Alle Tatsachen drängen zur Auffassung, daß die Aufgabe des epithelialen Schmelzorganes ursprünglich nur die Formgebung des vom Mesenchym gelieferten Hartgebildes war. Schmelz-

¹⁹⁾ L. Lison, 1941, Sur la structure des dents des poissons dipneustes. La pétrodentine. C. r. Soc. Biol. Paris 135, 431—433; Recherches sur la structure et l'histogénèse des dents des poissons dipneustes. Archives Biol. 52, 279—320.

²⁰⁾ O. Hertwig, 1874 Über Bau und Entwicklung der Placoidschuppen und der Zähne der Selachier. Jenaische Z. Naturwiss. 8, 331—404.

abscheidung auf bereits vorhandenes Dentin erscheint wohl zum ersten Male bei den gemeinsamen Vorfahren der Amphibien und Reptilien. Der zu den Stegocephalen zählende *Mastodonsaurus* bot mir eine dünne Schicht echten Schmelzes dar, dessen polarisationsoptisches Verhalten an das von Crocodiliern erinnert. Bei urodelen Amphibien (Axolotl) dagegen scheinen sich nach einigen Beobachtungen Levis (a. a. O. S. 452) an der Spitze des Zahnes noch ähnliche Veränderungen im Dentin abzuspielen wie bei den Knochenfischen. Weitere Untersuchungen müssen einsetzen, um das erste Auftreten echten Schmelzes in der Wirbeltierreihe zu klären.